Caldasia 19(1-2): 331-345

UN MODELO DE SUCESION-REGENERACION DE LOS PARAMOS DESPUES DE QUEMAS

ORLANDO VARGAS-RÍOS

Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. A.A. 14490. Santafé de Bogotá.

Resumen

Se estudiaron los patrones y mecanismos iniciales de sucesión-regeneración de los páramos después de disturbios producidos por fuego. Se utilizó el modelo de historias de vida de las especies para conformar grupos con atributos vitales parecidos (Noble & Slatyer, 1980) y establecer patrones de reemplazamiento de especies que junto con los mecanismos de sucesión -regeneración conforman un modelo conceptual explicativo de los factores causales más importantes que dirigen la sucesión en ecosistemas disturbados por fuego como son los páramos andinos.

Palabras clave: Sucesión. Historias de Vida. Atributos Vitales. Disturbios por fuego Páramos Andinos.

Abstract

The patterns and initial mechanisms of regeneration-succession in paramos after fire disturbance were studied. The model of species life histories was used to form groups with similar vital attributes (discussed by Noble & Slatyer 1980), and to establish species replacement patterns that, in conjuntion with the mechanisms of regeneration-succession, constitute a conceptual model explaining the most important causal factors that determine succession in ecosystems disturbed by fire such as Andean paramos.

Key words: Postfire succession. Life Histories. Vital Attributes. Disturbance. Andean paramo.

Introducción

Recientemente los estudios de sucesión - regeneración de la vegetación, han presentado nuevos enfoques sobre los patrones y mecanismos de desarrollo después de disturbios. Estos nuevos puntos de vista se basan en la concepción individualística de Gleason (1926), en contraposición a la concepción organísmica de Clements (1916) quien propuso que la sucesión es un proceso ordenado, predecible y direccional en el cual las comunidades iniciales cambian su ambiente favoreciendo la instalación de otras especies y eliminando las ya establecidas. Este tipo de sucesión como proceso de reemplazamiento concluye en una comunidad estable llamada clímax en equilibrio con el ambiente (clímax climática) la cual es capaz de reproducirse indefinidamente. En la concepción individualística de Gleason (1926) se propone la sucesión en términos de respuestas individuales: genéticas, fisiológicas y de conducta, de las especies ante estímulos ambientales.

La sucesión vegetal puede variar entre diferentes sitios (Glenn-Lewin 1980), muchos estudios han demostrado que los patrones de desarrollo de la vegetación difieren del concepto clásico; como por ejemplo en disturbios producidos por fuego (Noble & Slatyer 1980) y muchas sucesiones no representan verdaderas secuencias temporales. Es lógico pensar que ante la heterogeneidad espacial y temporal de los fenómenos biológicos y de la múltiple variabilidad de los tipos de disturbios, las sucesiones son un fenómeno muy complejo y los procesos y patrones de desarrollo pueden diferir de un sitio a otro en una misma área. Esta dificultad ha hecho que se describan muchos patrones sucesionales, pero no existe aún una teoría general para organizar esta in-

formación y relacionar patrones y mecanismos (Pickett et al. 1987)

Connell & Slatyer (1977) propusieron tres modelos alternativos para explicar los cambios sucesionales: facilitación, inhibición y tolerancia. El mecanismo de facilitación corresponde al modelo de reemplazo florístico de Clements, en el cual las especies tempranas van modificando su ambiente y facilitan el establecimiento de las especies tardías; este modelo incorpora aspectos de la historia de vida de las plantas (tiempo de arribo y longevidad), interacciones de facilitación y desplazamientos competitivos. En el modelo de inhibición las especies tempranas son reguladoras de la sucesión, otras especies no pueden crecer en la presencia de estas, este modelo incorpora aspectos de la historia de vida (tiempo de arribo y longevidad) e inhibición competitiva. En el modelo de tolerancia los cambios florísticos pueden ser una función de los rasgos diferenciales de las historias de vida (tiempo de arribo y tasa de crecimiento) y de la capacidad diferencial de las especies sucesionales tardías a tolerar las condiciones iniciales del ambiente (Pickett et al. 1987; Walker & Chapin 1987).

Los modelos de Connell & Slatyer (1977), además de basarse en propiedades de la comunidad enfatizan en la importancia de las características de las historias de vida de las especies en la determinación de los patrones de sucesión. Este interés por las propiedades individuales de las especies ha tomado recientemente nuevos impulsos y ha sido enfatizada en los trabajos de Drury & Nisbet (1973), Grime (1979), Peet & Christensen (1980). La conclusión general de este enfoque, enmarcado en la hipótesis de Gleason, es que muchos aspectos del fenómeno sucesional pueden ser entendidos como consecuencia de la capacidad diferencial de colonización, crecimiento y supervivencia de las especies.

Noble & Slatyer (1980) desarrollan un modelo de sucesión basados en un conjunto de atributos que consideran vitales para la supervivencia y reproducción de especies en áreas periódicamente sometidas a disturbios. Estos autores proponen que los atributos vitales pueden explicar secuencias de reemplazamiento durante la sucesión y consideran 3 grupos de atributos: 1. el método de arribo o persistencia de las especies en el sitio durante y después del disturbio. 2. la capacidad de establecerse y crecer hasta la madurez en la comunidad en desarrollo. 3. El tiempo tomado por las especies en alcanzar estados de vida críticos. Para el primer conjunto de atributos vitales se hace una clasificación basada en los estados de vida y los mecanismos basados en regeneración por propágulos y en regeneración vegetativa. El segundo grupo de atributos vitales comprende tres tipos de especies: **a**. especies que toleran un amplio rango de condiciones, **b**. especies que son intolerantes a la competencia, **c**. especies que requieren de condiciones especiales presentes en comunidades ya establecidas. El tercer grupo de atributos vitales tiene en cuenta la dinámica temporal de los estados de vida de las especies: **a**. tiempo que gastan las especies en alcanzar la madurez reproductiva después del disturbio. **b**. lapso de vida de las especies en comunidades no disturbadas, **c**. tiempo tomado por todos los propágulos en estar localmente extintos.

En el presente trabajo se presentan resultados sobre sucesión-regeneración del páramo después de disturbios por quemas utilizando el modelo de atributos vitales para determinar secuencias de reemplazamiento de especies que junto con los factores ambientales más importantes conforman un modelo explicativo para ambientes en donde los disturbios por fuego empiezan a ser un factor importante en la dinámica del paisaje.

Area de estudio

El área de estudio se localiza en la región de Monserrate a los 4°45' latitud N y 74° longitud W, en los cerros orientales de Santafé de Bogotá y a una altura de 3.200 m. Esta región presenta una topografía accidentada y pedregosa debido a los afloramientos de areniscas del Grupo Guadalupe, lo cual ha determinado

que en zonas no muy extensas se presenten mosaicos de vegetación con: bosques altoandinos, comunidades de turbera de diferentes estados sucesionales, comunidades típicas de páramo (frailejonal-pajonal) y subpáramo (matorrales), comunidades litofíticas y fisurícolas en los afloramientos rocosos y comunidades de origen antrópico. La caracterización ecológica del páramo de Monserrate la inició Sturm (1978), posteriormente se hicieron estudios detallados sobre la vegetación (Vargas-Ríos & Zuluaga 1980, 1985, 1986; Vargas-Ríos 1986). La dinámica de la entomofauna fue estudiada por Bernal & Figueroa (1980) y estudios sobre la estructura y función del bosque altoandino (Vargas-Ríos 1986; Jaimes & Rivera 1991).

Entre 1985 y 1992, en el Departamento de Biología de la Universidad Nacional, se desarrolló el programa: "Estudios ecológicos comparativos en el páramo y bosque altoandino" (Mora-Osejo & Sturm 1994). Este programa tomó como área piloto la Región de Monserrate y aportó gran cantidad de conocimientos sobre clima, suelos, fauna, ecofisiología vegetal, morfología y sistemas radicales, dinámica de nutrientes, asociaciones microbianas (micorrizas), dinámica de la caída de hojarazca, fenología, productividad, ecología de epífitas, ecología de pequeños mamíferos, dinámica de la edafofauna y ecología de aves.

El área de estudio tiene una precipitación de 1200 mm (promedio de 30 años) y una temperatura media de 8.4°C (Vargas-Ríos & Zuluaga 1980, 1985). Específicamente la localidad de estudio está localizada destrás del cerro "El Cable". Esta área hace parte de una Reserva Forestal Protectora, propiedad de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.

El sitio de estudio no había sido quemado desde hace mucho tiempo, posiblemente más de 20 años. Un sector del páramo de Monserrate fue quemado en 1979 y el sector del cerro el cable fue quemado el 18 de diciembre de 1985. El estudio se inició en enero de 1986 hasta abril de 1987.

Métodos

El presente trabajo hace parte de una investigación más amplia (Vargas-Ríos, en prep.) en la cual se utilizaron los siguientes métodos para llegar a la síntesis que se presenta en este trabajo: Para la estimación del biovolumen de regeneración se utilizó el método del punto-centrado, también conocido como cobertura repetida (Matteucchi & Colma 1982). Para estimar la regeneración de arbustos se trazaron 4 transectos de 50x2 m. Se utilizaron 2 cuadros fijos de 50x50 cm, en cada uno de 3 sitios de muestreo para seguir el desarrollo de las especies después de la quema. Se hicieron 30 cuadrantes al azar de 50x50 cm, en los 3 sitios de muestreo para evaluar tipos de regeneración: retoños, plántulas, dispersión de semillas, fenología. Para el estudio de la dispersión de semillas por aves se colectaron las fecas y se determinaron las especies. El presente trabajo por ser una síntesis conceptual de un proceso se enriqueció de todos los métodos, de observaciones y datos de otros trabajos de diferentes autores y del autor en el sitio. En el análisis de los atributos vitales de historias de vida se utilizó el método propuesto por Noble & Slatyer (1980), agregando las formas de crecimiento como un atributo vital importante para la comprensión de las estrategias de regeneración de las plantas del páramo.

Resultados

Patrones y mecanismos de sucesión-regeneración.

1. Primer grupo de atributos vitales: Especies que tienen mecanismos similares para el primer grupo de atributos vitales: Método de arribo o persistencia en el sitio.

Las especies herbáceas perennes que ganan dominancia durante el primer año después de la quema se consideran no afectadas por el fuego, porque sus raíces sobreviven sin ningún

problema y gran cantidad de su fitomasa epígea se produce en el primer año; es decir que éstas especies son capaces de recuperar su fisonomía normal en este tiempo (Humprey 1984) y además tienen la capacidad de florecer y dispersar semillas. Estas especies tiene el mecanismo **U** (no afectadas por el fuego) y dado que muchas de ellas cuentan con mecanismos de dispersión de semillas se les asigna el mecanismo **D** (dispersión de propágulos). A las especies que tienen los mecanismos **U + D** se les asigna el atributo vital **Δ** , el cual es una combinación de atributos (Noble & Slatyer 1980).

Las principales especies con el atributo vital **Δ** son:

Δ GRAMINOIDES TIPO MACOLLA.

Rhynchospora macrochaeta
Calamagrostis effusa
Agrostis tolucensis
Danthonia sp.
Festuca dolichophyla
Calamagrostis planifolia
Calamagrostis bogotensis
Cortaderia nítida
Paspalum trianae
Paspalum bomplandianum
Chusquea weberbaueri
Xyris acutifolia

En este grupo se encuentran las especies cuya forma de crecimiento es de hábito graminoide (Gramineae, Cyperaceae y Xyridaceae), las cuales tienen un mismo mecanismo de respuesta después de la quema. *Rhynchospora macrochaeta* (Cyperaceae) es la primera especie que produce retoños vegetativos, aunque en comparación con las gramíneas demora 3-4 meses más su floración. Esta especie tiene ventajas iniciales por el rápido desarrollo y colonización de sus rizomas al eliminar el fuego la competencia de gramíneas; además, posee un banco de semillas (Jaimes & Rivera 1991). Se encontraron plántulas a los 7-8 meses después del disturbio. La otra especie que produce retoños vegetativos casi simultáneamente que *R. macrochaeta*, es *Calamagrostis effusa*, esta gramínea es tal vez la más importante en la estructura horizontal y vertical del estrato herbáceo del páramo. *C. effusa*, logra una abundantísima floración un año después de la quema. Otras gramíneas son más precoces en su floración y desarrollo.

En este grupo todas las especies tienen polinización y dispersión de semillas por el viento (anemocoria), a excepción posiblemente de *Xyris acutifolia* que puede tener polinización por insectos.

Tanto para la estructura vertical y horizontal del estrato herbáceo la mayor cantidad de biomasa la producen las especies de este grupo (Vargas-Ríos en prep.). La biomasa asimilatoria tiene un fuerte impulso de desarrollo desde el inicio de la época de lluvias a los 4 meses después de la quema, la necromasa empieza su desarrollo significativo a partir de los 11 meses después de la quema y la biomasa reproductiva a los 6 meses, pero tiene su máximo desarrollo a a los 12-13 meses. Esta heterogeneidad temporal de la biomasa reproductiva se debe a la expresión diferencial de los mecanismos de reproducción en respuesta al disturbio y a las características de la historia de vida de las especies.

Δ CAULIRROSULAS

Espeletia grandiflora
Paepalanthus columbiensis
Puya nitida
Blechnum loxense

E. grandiflora, a pesar del impacto del fuego y mortalidad de algunos de sus individuos produce rápidamente hojas y florece a los 7-8 meses después de la quema (algunos individuos tienen botones florales a los 4 meses después de la quema). Esta especie tiene un banco de semillas. Se incluye dentro del grupo **U + D** por su capacidad de regeneración por semilla y su capacidad de respuesta después del fuego. Esta forma de vida, una roseta policárpica, tiene ventajas adaptativas por la protección del punto vegetativo y su gran producción anual de semillas; sinembargo, en

áreas de páramo con un régimen de disturbios recurrentes y continuos producidos por fuego, pastoreo y erosión las poblaciones tienden a extinguirse al eliminarse las plántulas y juveniles.

Δ **ROSETAS ACAULES**

Paepalanthus alpinus
Eryngium humboltii
Valeriana vetasana
Castratella pilloselloides
Puya goudotiana
Hipochoeris sessiliflora

Este grupo de especies son no afectadas por el fuego, tienen bien protegido el punto vegetativo y en el caso de *Castratella pilloselloides* el fuego no ejerce casi ningun efecto sobre sus poblaciones. *Paepalanthus andicola* es una de las especies más importantes como formadora de bancos de semillas y produce abundantes plántulas a los 6-7 meses después de la quema. Todas las especies de este grupo producen retoños vegetativos y florecen en el período de un año después del disturbio, a excepción de *Puya goudotiana* que es una roseta monocárpica.

Δ **COJINES**

Oreobulus obtusangulus

Esta especie, no es afectada por el fuego, su densa forma de crecimiento casi rastrera la hace casi invulnerable al paso del fuego. Es una especie importante en sucesiones secundarias cuando el suelo ha sido muy alterado (Vargas-Ríos en prep.).

Δ **HIERBAS**

Geranium sibbaldioides
Geranium santanderiense
Castilleja fissifolia
Castilleja integrifolia
Eupatorium microphyla
Lysipomia sp.
Spiranthes vaginata
Pinguicola elongata

Estas especies en su mayoría retoñan relativamente rápido y son de las primeras plantas que florecen. *Pinguicola elongata* a los 3 meses es la primera especie en florecer, aunque es muy escasa, crece en sitios pedregrosos abiertos. *Castilleja fissifolia* y *Geranium sibbaldioides* florecen entre los 4-5 meses después de la quema. Este grupo de especies posee mucha variabilidad en sus sistemas de raíces, desde rizomas, pequeñas tuberosidades y raíces con gran cantidad de reservas de agua como *Spiranthes vaginata*, que tiene comportamiento de geófita.

Δ **SEMILEÑOSAS** (semiarbustivas)

Ageratina theifolia
Ageratina vaccinioides
Verbesina elegans
Pentacalia vaccinioides

Las especies de este grupo son de la familia Compositae, son de las primeras especies no gramínoides en producir retoños. *Ageratina vaccinioides* florece a los 8-9 meses y las otras entre 8-10 meses después de la quema. Tienen mecanismos de dispersión de semillas por el viento. *Ageratina theifolia* es la primera especie (no graminoide) en producir retoños de raíces.

ATRIBUTO VITAL V

Las especies que llegarán a ser prominentes 2-3 años después son arbustos con capacidad de retoñar que poseen el mecanismo **V** (vegetativo); estas especies se recuperan después del fuego pero requieren de más tiempo para regenerar su forma normal; tienen el mecanismo **D** (dispersión), las especies **V + D** tienen el atributo vital **V**. Este atributo vital es muy importante en páramos poco disturbados en los cuales se logra muy buena regeneración de arbustos. Para ecosistemas más disturbados Noble & Slatyer (1980) consideran la combinación de atributos vitales como **V + D = D**, dando importancia al mecanismo de dispersión como la estrategia mas importante para permanecer en el sitio. En este trabajo se privilegia el mecanismo **V**, como la

forma mas importante de persistencia en páramos con disturbios por fuego poco frecuentes.

Los arbustos **V** tienen un sistema bien desarrollado de raíces. Con el tiempo son un importante componente de la vegetación, mucho mas importantes que aquellas que sólo tienen el mecanismo **D**. Las especies de este grupo son:

V(+D) ARBUSTOS BAJOS (subarbustos)
Arcytophyllum nitidum
Diplostephyum phylicoides
Gaultheria anastomosans
Ugni myricoides
Pernettya prostrata
Vaccinium floribundum

V(+D) ARBUSTOS MEDIANOS
Miconia ligustrina
Miconia elaeoides
Befaria resinosa
Rhamnus goudotiana
Syphocampylus columnae
Hypericum goyanesii
Baccaris tricuneata
Monnina salicifolia
Clethra fimbriata
Symplocus theiformis
Pentacalia abietinus

V(+D) ARBUSTOS ALTOS
Gaiadendrum tagua
Bucquetia glutinosa
Diplostephyum revolutum
Hesperomeles goudotiana
Macleania rupestris
Ternstroemia meridionalis
Oreopanax mutisianus

V(+D) DECUMBENTES
Miconia parvifolia

V(+D) RADICANTES
Gaultheria hapalotrichia

Las especies más representativas de este grupo son los arbustos bajos *Arcytophyllum nitidum*, *Diplostephyum phyllicoides*, *Vaccinium floribundum*; arbustos bajos que juegan un papel importante en la fisonomía típica del páramo. Estos arbustos son de gran potencia regenerativa, pero duran varios años en recuperar su altura normal. En este grupo empieza a hacerse importante la dispersión de semillas por aves, y algunas de sus especies forman bancos de semillas. La posesión de un banco de semillas **S**, junto con el mecanismo **D(+S)**, en el modelo de atributos vitales es **D + S = D**.

D TREPADORAS - PERENNNES (con el mecanismo **D = dispersión**)
Muehlenbeckia tamnifolia
Relbunium hipocarpicum
Bomarea Sp.

Estas especies tienen la forma de crecimiento de trepadoras. En todos los casos sus semillas son dispersadas por aves. DE *Muehlenbeckia tamnifolia* se encuentran plántulas a los 3-4 meses después de la quema.

D RADICANTES - PERENNES
Nertera granatensis

Esta especie es de hábito rasante y sus semillas son dispersadas por aves.

D PIONERAS - ANUALES O BIANUALES
Gnaphalium purpureum
Phytolacca bogotensis
Hypochaeris radicata
Lupinus sp.
Senecio pampeanus
Sonchus oleraceus
Achyrocline lehmanii

Estas especies son invasoras y se consideran como pioneras que son eliminadas posteriormente por competencia. *Phytolacca bogotensis* es una de las primeras especies en aparecer, sus semillas son dispersadas por aves y además cuenta con un banco de semi-

llas (Jaimes & Rivera 1991). Las especies de *Gnaphalium* juegan un papel importante en la colonización de las áreas alteradas en páramos en donde la remoción del suelo facilita la implantación de semillas, las cuales son dispersadas por el viento. La importancia de estas especies es local, difieren grandemente de las especies **D** trepadoras y radicantes en el tiempo para alcanzar la madurez.

2. Segundo grupo de atributos vitales: Capacidad de las especies de establecerse y crecer en una comunidad en desarrollo.

Para este segundo grupo de atributos vitales: capacidad de establecerse y crecer en una comunidad en desarrollo, se consideran los siguientes tipos de especies, **T**: tolerantes a la competencia, **I**: intolerantes a la competencia, **R**: especies que requieren condiciones especiales dadas por la madurez de la comunidad en desarrollo para poderse establecer.

Para el grupo **Δ** (no afectadas por el fuego + dispersión) la mayoría de especies son tolerantes **(Δ T)** a la competencia, estas especies son la base de la estructura de la comunidad y conforman la fisonomía típica del páramo. La gramínea más importante en cuanto a competencia por su forma de crecimiento es *Calamagrostis effusa*.

En el grupo **Δ**, posiblemente la única especie **Δ I** es *Pinguicola elongata* dado que esta especie en áreas no quemadas casi siempre se encuentra en sitios abiertos y solo se desarrolla en áreas sin competencia.

La mayoría de las especies **V(+D)** se clasifican como **V(+D)T**, por el vigor de su corona de retoños y posteriormente su crecimiento por encima del estrato herbáceo eliminando la competencia.

Las especies **D** trepadoras son tolerantes **(DT)**, estas especies eliminan la competencia por tener hábito trepador y crecer al lado de arbustos y rocas (y no en la matriz de macollas) y tener una dispersión temprana por aves. Las especies **D** pioneras de crecimiento rápido (anuales) son **I**. Estas especies son eliminadas con el desarrollo de la vegetación **(DI)**.

Algunas especies **D** pueden ser también **R**, como *Relbunium hipocarpicum*, *Nertera granadensis* y *Bomarea*, pues requieren de condiciones especiales para su implantación y desarrollo. Este es un ejemplo de como los atributos vitales pueden cambiar bajo la influencia de factores exógenos o endógenos.

En resumen para el segundo grupo de atributos vitales tenemos los grupos de especies:

1. **ΔT** (no afectadas + dispersión + tolerantes)
2. **ΔI** (no afectadas + dispersión + intolerantes)
3. **V(+D)T** (vegetativas + dispersión + tolerantes)
4. **DT** (dispersión + tolerantes)
5. **DI** (dispersión + intolerantes)
6. **DR** (dispersión + condiciones especiales)

3. Tercer grupo de atributos vitales: Tiempo requerido por las especies para alcanzar estados de vida críticos.

Como los patrones de desarrollo de la vegetación después de quemas son resultado de las diferencias en el tiempo requerido por las especies de estos 6 grupos para alcanzar los estados de vida críticos; el tercer grupo de atributos vitales tiene los siguientes características para las especies: **m** = el tiempo que gastan las especies para alcanzar la madurez reproductiva después de la quema, **l** = el lapso de vida de las especies en comunidades no alteradas, **e** = el tiempo tomado por todos los propágulos en estar perdidos y por las especies para estar localmente extintas (fig. 1). La extinción local no puede ocurrir en especies con lapsos de vida indefinidos, o en especies con semillas ampliamente dispersadas, para otras especies el tiempo depende del tipo de propágulos (Noble & Slatyer 1980).

Las especies **ΔT**, graminoides tipo macolla, caulirrósulas, rosetas acaules, cojines, hierbas y semileñosas alcanzan su madurez repro-

ductiva entre los tres meses y un año después de la quema. La **m** entre paréntesis en la fig. 1 indica el tiempo requerido por las especies para alcanzar la madurez si la especie no estaba en el sitio antes de la quema y debe arribar por dispersión o expresarse del banco de semillas. Este grupo de especies son perennes y por consiguiente el lapso de vida es largo y están distribuídas ampliamente en todas las áreas de páramo, estas especies tienen mecanismos de dispersión **D**, por consiguiente pueden establecerse de otras áreas después del disturbio y nunca se perderán del sitio durante la secuencia sucesional. Estas especies hacen parte de la estructura básica de la vegetación. Las especies **ΔI**, aunque escasas en el sitio, se pueden perder por disturbios recurrentes en grandes áreas, pero si quedan parches de vegetación pueden arribar por dispersión.

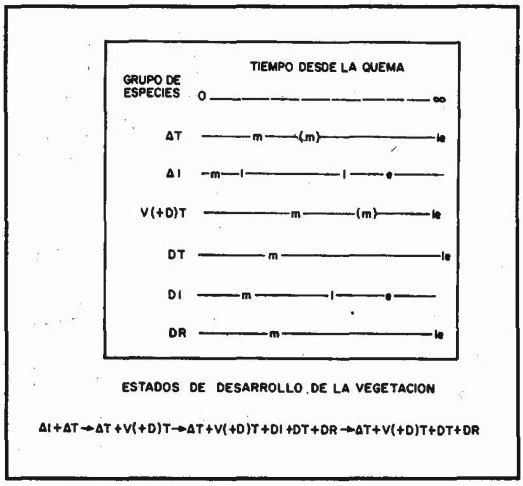

Figura 1. En relación con los atributos vitales se distinguen 6 tipos de especies. La cantidad relativa de tiempo que requieren las especies para alcanzar los tres estados críticos de su historia de vida son: **m** madurez, **l** lapso de vida de las especies en comunidades no alteradas, **e**: extinción o pérdida de los propágulos del sitio. La **(m)** indica el tiempo requerido por las especies para alcanzar la madurez, si la especie no estaba antes el disturbio. La **(l)** indica que las especies intolerantes pueden persistir en el sitio, o pueden ser reducidas pero no eliminadas. La secuencia de desarrollo de la vegetación que resulta de las características de estos 6 grupos de especies se puede clasificar en los 4 estados de la secuencia debajo del recuadro.

De las especies **ΔT** más importantes que conforman la fisonomía típica del páramo *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora*, la primera tiene los dos tipos de reproducción: sexual y asexual, y la segunda sólo reproducción sexual pero con la capacidad de producir gran cantidad de semillas y la conformación de un banco de semillas en el suelo.

Los arbustos **V(+D)T** pueden alcanzar la madurez reproductiva, varios años después de la quema, pero no tan rápido como las especies **ΔT** y las especies **DT** estas especies varían mucho en altura desde arbustos bajos a altos y de arbustos que producen una gran corona de retoños, lo cual depende del sistema de raices y de la variación en la forma de crecimiento. Todas estas especies son tolerantes a la competencia y por consiguiente no se pierden fácilmente del sitio. Este grupo lo conforman los arbustos típicos de la franja del subpáramo y páramo y a través de la altura que van adquiriendo y el diámetro de la corona de retoños, eliminan la competencia.

Las especies **DT**, al ser dispersadas por aves se instalan en el sitio y adquieren su madurez reproductiva después de un año de su establecimiento. Algunas de estas especies pueden ser **R**. Las especies **DI** tienen hábito rastrero, como en el caso de *Nertera granatensis* en su fase inicial de implantación pero después cambia a **DR**. Las especies **DT, DI, DR** tienen características especiales en su historia de vida que las hacen variar sus estrategias adaptativas.

Es síntesis podemos establecer que el patrón de sucesión - regeneración es el siguiente:

1. Las especies **ΔT+DI** forman el primer estado de la vegetación.

2. El segundo estado de la vegetación lo conforman los arbustos **V(+D)T**, algunos de los cuales llegan a ser codominantes.

3. Posteriormente las especies **DT, DI, DR** llegan a establecerse con diferentes tasa de crecimiento y en diferentes tiempos.

4. Declinan las especies **DI** y **DR**.

De las secuencias de remplazamiento de especies y teniendo en cuenta los factores ambientales más importantes que influyen en los patrones y procesos de la sucesión-regeneración de las especies se plantea el modelo conceptual (fig. 2) para las primeras etapas de sucesión. Este modelo se basa en el modelo general de sucesión de MacMahon (1980)

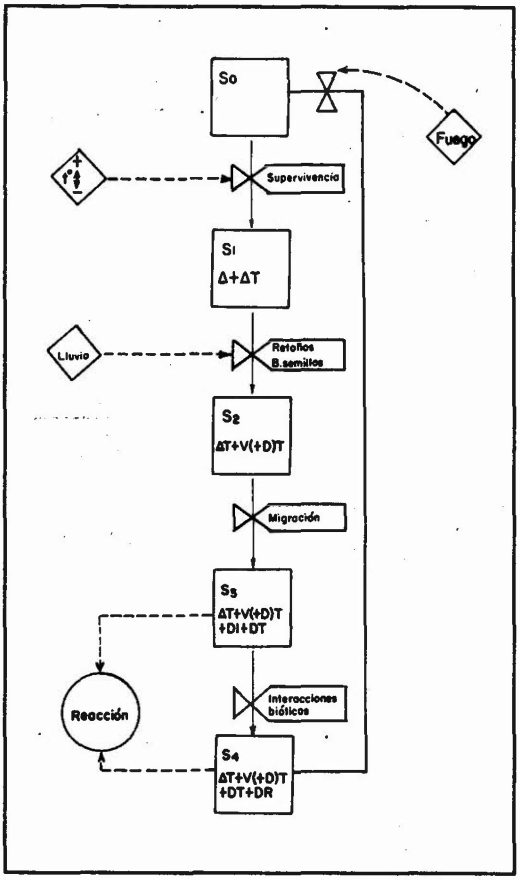

Figura 2. Modelo conceptual de sucesión - regeneración del páramo basado en secuencias de atributos vitales de grupos de especies, después de disturbios por fuego. Este modelo está adaptado del modelo general de sucesión de MacMahon (1980), en el cual los cuadrados representan estadios sucesionales (So, S1, etc.), los rombos son factores que dirigen la sucesión, el círculo es una variable intermedia, el símbolo en forma de corbata representa puertas de control, las líneas punteadas representan flujos de información.

Discusión

Para iniciar la comprensión del modelo (fig. 2) es importante tener en cuenta los aspectos más sobresalientes del ecosistema. En el páramo las condiciones ambientales son drásticas y por consiguiente predomina un tipo de selección abiótica. Un conjunto de factores climáticos, edafológicos y geomorfológicos condicionan la presencia de los organismos que han logrado adaptarse a estos ambientes. Para estudiar el impacto que generan los disturbios naturales y antrópicos sobre el ecosistema es importante comprender primero los factores que lo han modelado.

Las principales características de los páramos son: La posición orográfica que junto con la intensidad y distribución de las precipitaciones condiciona la presencia de páramos atmosféricamente húmedos y atmosféricamente secos (Lauer 1979; Cleef 1981; Sturm & Rangel 1985). La presencia de un régimen isotérmico anual y alternancia térmica diaria por debajo de cero grados, lo cual produce heladas, principalmente en la época seca en las áreas de subpáramo y páramo propiamente dicho en donde los días con temperaturas por debajo de cero grados son entre 60 y 150 (Rangel 1989). Estos factores junto con las bajas temperaturas en el suelo y la alta radiación solar de las montañas tropicales son los principales limitantes ecológicos para las plantas. Vientos fuertes producen un efecto desecante en la vegetación. La presión atmosférica es baja y en consecuencia existen bajos niveles en la concentración de oxígeno. Los suelos son humíferos con predominio de inseptisoles y entisoles (Malagón 1982), con gran capacidad de almacenamiento de agua (Schnetter et al. 1976) y pH ácido produciendo sequedad fisiológica en las plantas. Se presentan cambios rápidos de insolación produciendo una rápida absorción y pérdida de calor.

La mayoría del páramo como región se encuentra, en lo que denominan los geomorfólogos, el piso del modelado glaciar heredado, en el cual se encuentran turberas, pantanos

y lagos; en este piso es muy fácil que ocurran procesos de solifluxión, erosión hídrica y reptación (Flórez 1989). Los anteriores factores han producido una vegetación con biomasa relativamente baja, crecimiento lento, productividad primaria baja, descomposición lenta de la materia orgánica, acumulación de necromasa en pie. Los bancos de semillas son superficiales y fácilmente degradables. Todos estos factores hacen que los procesos de sucesión-regeneración sean lentos.

Las formas de crecimiento dominantes, principalmente una matriz continua de macollas en el estrato herbáceo con gran cantidad de necromasa en pie y unos períodos secos con fuerte insolación y vientos locales son los factores más importantes que facilitan la iniciación natural y utilización antrópica del fuego y su fácil propagación. Las quemas que ocurren en el páramo destruyen casi totalmente la fitomasa epígea; solo pequeñas plantas rasantes no se queman dependiendo de la severidad e intensidad del fuego.

El primer aspecto que hay que tener en cuenta para el análisis de cualquier modelo de sucesión-regeneración después de disturbios por fuego es el tipo de quema, la severidad, intensidad y periodicidad. Para este caso el modelo se ajusta para vias o trayectorias sucesionales en páramos que no tienen fuegos recurrentes ni otros tipos de disturbios, como por ejemplo pastoreo de ganado.

El estado inicial de la vegetación y su relación con la cantidad de necromasa acumulada son los factores que condicionan la severidad de la quema. En los páramos el uso del fuego por el hombre ha conformado tipos de vegetación en parches con diferentes grados de alteración modificando las estructuras poblacionales de plantas y animales y cambiando las estructuras verticales y horizontales de las comunidades vegetales (Verweij & Kok 1995). En áreas relativamente no tan extensas se pueden encontrar sitios no quemados hace varios años, quemados con relativa frecuencia, recientemente quemados y con fuerte impacto de quemas y pastoreo. Todos estos sitios reflejan un patrón de quemas y pastoreo conformando asi un mosaico de parches con diferentes grados de perturbación. Cuando un parche ha acumulado suficiente necromasa en su matriz de macollas vuelve a ser quemado y el fuego se detiene en otro parche que no ha acumulado suficiente necromasa (Lægaard 1992) o en barreras como ríos, caminos, carretera. La fitomasa epígea del páramo es totalmente consumida por el fuego, solo algunas rosetas rasantes no son quemadas, sino levemente chamuscada la punta de las hojas mas externas. La mortalidad se presenta principalmente en rosetas entre 20 y 50 cms. Los tejidos meristemáticos y el cambium es dañado por el fuego; sinembargo, el sistema de raíces y las partes subsuperficiales pueden sobrevivir a fuegos intensos.

En el estadio SO (fig. 2) el primer aspecto a tener en cuenta en el análisis del modelo propuesto son las condiciones iniciales de la vegetación antes de la quema, las características del sitio, la naturaleza del disturbio (en este caso la severidad de la quema) y las estrategias de historias de vida de las especies, especialmente su forma de crecimiento. Estos factores determinan múltiples vías de sucesión que siguen a un disturbio (Morgan & Neuenschwander 1985). La probabilidad de que la flora inicial incluya una especie en particular depende de las condiciones ambientales (los fuegos ocurren en la época seca), de la vegetación existente, el conjunto de historias de vida y del azar (proceso inicial de lluvia de semillas como proceso estocástico).

Aquellos propágulos - semillas, estructuras reproductivas vegetativas, plántulas (sensu Harper 1977), que sobreviven al disturbio o son diseminados de los alrededores; conforman lo que podemos llamar el potencial de regeneración, la flora inicial, o las especies disponibles para colonizar el sitio después de la quema. Las especies en el sitio pueden ser: bancos de semillas, bancos de brotes o retoños principalmente de raíces en las primeras etapas de regeneración, coronas de retoños en arbustos.

En esta fase el aspecto mas importantes en las estrategias de historia de vida de las plantas es el pool de propágulos el cual puede ser dormante o disponible (Moore & Noble 1990).

La mayor influencia posterior a la quema son las condiciones ambientales principalmente las fluctuaciones de temperatura en la época seca, las altas temperaturas en el día y las bajas temperaturas de noche producen heladas convirtiéndose en el "cuello de botella"ambiental para la germinación y establecimiento de las plántulas.

Inmediatamente después del disturbio hay un pulso inicial de reclutamiento o rebrote bajo condiciones de poca competencia por espacio y recursos, pero en condiciones climáticas adversas. En la fase de sobrevivencia un banco de rizomas y retoños determinan la conformación del estadio S1: especies **ΔI+ΔT.** La lluvia de semillas es un factor importante en el potencial de regeneración y puede llegar por dispersión local o por dispersión a distancias considerables principalmente por viento (anemocoria) y animales (zoocoria). La dispersión se considera como un evento de expansión o incremento de las poblaciones con especies invasoras en un área nueva y como parte de un proceso en el cual la población se mantiene por si misma dentro de un hábitat con vegetación ya establecida (Simpson et al. 1989). Después de la quema toma mucha importancia la reproducción vegetativa, de esta manera se estimula la producción de un banco de brotes o retoños provenientes de xilopodios (tuberosidad radical con agua de reserva), raíces, tuberculoides y tallos. Es muy importante tener en cuenta los sistemas de raíces en el análisis de las estrategias reproductivas vegetativas para comprender las historias de vida y sus atributos vitales en los patrones de sucesión-regeneración y en general para entender la estructura de la vegetación, tal como lo han señalado Sierra & Mora-Osejo (1994). Otra forma de asegurar la permanencia de las especies es a través de un banco de plántulas, aunque el fuego puede eliminarlo y solo posteriormente se va a manifestar un banco de plántulas producto del banco de semillas, cuando las condiciones climáticas sean adecuadas para la germinación e implantación.

La sobrevivencia de todos los propágulos debe enfrentarse al "cuello de botella" de las condiciones ambientales de la época seca. El éxito de las especies en esta fase es tener reservas de agua en los tallos, raíces, xilopodios, rizomas, tuberculoides. En el estadio S1 **(ΔI+ΔT)** la sobrevivencia en la época seca se expresa del banco de brotes o retoños; principalmente *Rhynchospora macrochaeta*, *Calamagrostis effusa*, *Ageratina theifolia*. A pesar de que la lluvia de semillas es un proceso que opera continuamnete aún no se manifiesta dadas las condiciones de rigor de la época seca (altas temperaturas en el suelo durante el día y temperaturas bajo cero grados al amanecer).

En general la composición de especies inmediatamente después de un disturbio depende de los propágulos, los cuales se han dispersado in-situ o ex-situ; o han persistido a través de disturbios en el sitio o de retoños vegetativos de organos sobrevivientes al disturbio (Noble & Slatyer 1980).

Con la llegada de las lluvias el pulso de regeneración aumenta y se consolidan las especies **V(+D)T**, los diferentes tipos de arbustos, y se manifiestan las especies pioneras en diferentes secuencias de llegada **DI + DT**; en general, las especies **D** por ser altamente dispersadas tienen ventajas en cualquier tipo de disturbio y conforman el conjunto de especies pioneras de la sucesión. Las fuertes lluvias sobre el suelo desnudo barren los bancos superficiales de semillas y se constituye otro cuello de botella para el establecimiento de las plántulas. Mucho más crítico en áreas de pendiente en donde la regeneración reproductiva está más afectada y predomina la reproducción vegetativa.

Los bancos de semillas pueden contribuir significativamente a la regeneración post-quema. Las semillas pueden estar dormantes en el sitio por muchos años. En algunos casos la

germinación y regeneración por plántulas es muy importante como en el caso de *Rhynchospora macrochaeta* y *Paepalanthus alpinus*. Estas dos especies tienen las dos estrategias reproductivas pero en *R. macrochaeta* es extraordinaria la regeneración vegetativa por rizomas y en *P. alpinus* es extraordinaria la regeneración reproductiva.

Algunas semillas están específicamente adaptadas a yacer dormantes hasta que son estimuladas a germinar por el calor del fuego o por los cambios en el ambiente post-quema que permiten altas temperaturas en el suelo desnudo del páramo este es el caso posiblemente de *Paepalanthus alpinus*. Estudios ecofisiológicos de la germinación nos ayudarían a comprender muchos problemas de la regeneración reproductiva después de disturbios.

La heterogeneidad del páramo y la diversidad de formas de crecimiento dejan a menudo pequeñas islas no quemadas o solamente parcialmente consumidas. La composición del banco de semillas, de plántulas y de retoños en tales micrositios puede ser muy diferente de aquellos sitios más severamente quemados. Estos micrositios pueden ser una fuente de origen de una reproducción vegetativa más dinámica hacia las áreas totalmente quemadas.

Los arbustos que producen una corona de retoños son abundantes y vigorosos, particularmente los arbustos bajos. Producir una corona de retoños es una de las más importante adaptaciones a todo tipo de disturbios, principalmente en ecositemas pirófilos como las sabanas tropicales y los ecosistemas mediterraneos. El potencial de retoños es una función de la edad y vitalidad de los arbustos (Naveh 1975). Asi, los retoños en el pulso de regeneración dependen de la presencia de arbustos vigorosos antes de la quema. Muchas especies de arbustos regeneran de más de una fuente de propágulos, algunas especies pueden establecerse de una corona de retoños o de semillas dispersadas por el viento.

Los propágulos pueden ser diseminados de áreas adyacentes a la quema por el viento, animales (en la región de estudio *Turdus fuscater* es el principal dispersor de semillas), agua (por escorrentía superficial). La importancia de la migración varía con la disponibilidad de vectores y con la proximidad de plantas con frutos en las áreas no quemadas de los bordes o de áreas alejadas. Estos factores dependen altamente de la topografía y del azar. Por consiguiente la presencia de algunas especies es altamente impredescible.

El estudio de los mecanismos de dispersión, como parte de la historia de vida de las especies, es tal vez uno de los aspectos más importantes en el entendimiento de la sucesión (Brown 1992). Por ejemplo arbustos que tienen mecanismos de dispersión de sus semillas por el viento, en ecosistemas de la zona templada (Morgan & Neuenschwander 1985). dependen altamente de la capacidad de regenerar por retoños después de la quema. Para el páramo los arbustos de Compositae, que son dispersados por el viento, tienen gran diversidad de estrategias reproductivas vegetativas: Xilopodios, corona de retoños, retoños de raíces y gran variabilidad en la forma de crecimiento.

El crecimiento y las interacciones bióticas en el estadio S3 - S4 son resultado de las características de las historias de vida de las especies. En esta fase aparece mucho más claro el modelo de facilitación (Connell & Slatyer 1977); la presencia de especies ya regeneradas facilita la llegada de otras especies al cambiar las condiciones microclimáticas principalmente para las especies **DT** y **DR.**

El modelo de competencia de Tilman (1985) es evidente principalmente para *Rhynchospora macrochaeta* y *Calamagrostis effusa.* La primera especie tiene un extraordinario impulso de regeneración sin competencia después de la quema, pero posteriormente cuando las macollas de la segunda especie se desarrollan y cubren el suelo disminuye la abundancia de la primera. Como señala Tilman (op, cit.) "un competidor superior para un recurso es un competidor inferior para otro". Este es un ejemplo de cómo la competencia por recur-

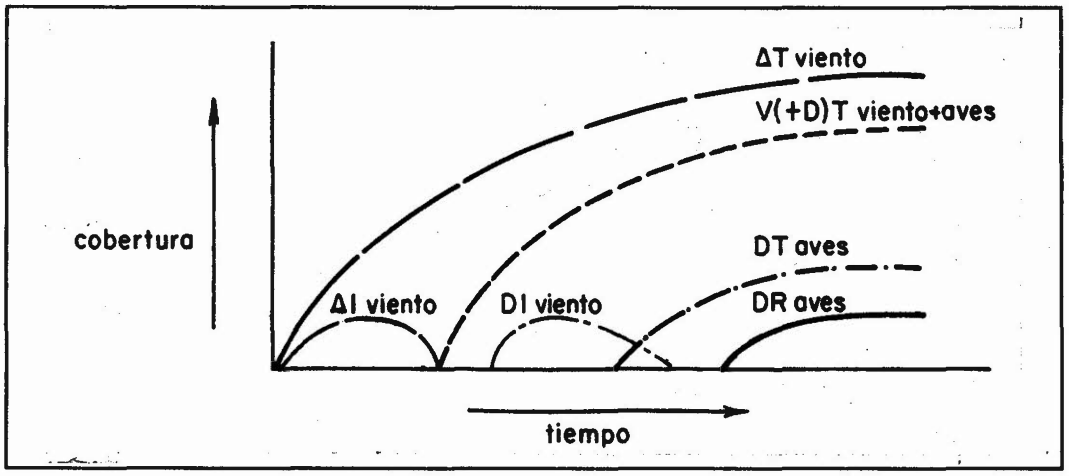

Figura 3. Modelo de reemplazamiento de especies en el proceso de sucesión - regeneración de la cobertura en relación a los atributos vitales de las especies de páramo y sus mecanismos de dispersión por semilla.

sos (en este caso espacio) entre individuos ocurre y de cómo las interacciones competitivas pueden cambiar a través del tiempo. Las plantas alteran su ambiente de tal forma que la disponibilidad relativa de recursos cambia, cambiando el criterio para el éxito competitivo (Huston & Smith 1987). Otro interesante aspecto de analizar en este caso es el éxito en el crecimiento competitivo inicial de las especies del páramo en condiciones de estrés y sus estrategias de historia de vida como la forma de crecimiento, tamaño, período de vida y la amplia dispersión de semillas.

Una vez desarrolladas las especies **ΔT** y **V(+D)T**, el modelo de tolerancia (Connell & Slatyer, 1977) es el más adecuado. Estas especies crecen hasta la madurez y persisten juntas en el sitio pues ellas pueden crecer con bajos niveles de recursos y no compiten.

En ausencia de disturbios posteriormente las especies de larga vida y aquellas que pueden regenerar en presencia de sus propios adultos llegarán a ser finalmente las dominantes: *Calamagrostis effusa*, *Espeletia grandiflora*, *Arcytophyllum nitidum*, estas especies pueden conformar 3 grupos funcionales de especies en las etapas mas maduras de la sucesión (Vargas-Ríos en prep.).

Los rasgos competitivos de historias de vida que confieren éxito a las especies como *Rhynchospora macrochaeta*, además de su tolerancia al estrés, en las etapas iniciales de sucesión son su capacidad de crecimiento sin competencia y el éxtito de *Calamagrostis effusa*, es su capacidad de ocupar posteriormente el espacio dado por su forma de crecimiento en macolla.

Los cambios en la capacidad competitiva de las plantas y sus mecanismos de dispersión sugieren un patrón de remplazamiento de especies (fig.3) que puede ser discutido en términos de las características de selección o estrategias r - K. Las especies **ΔI** y **DI** tienen un alto r y bajo K; las especies **ΔT** y **V(+D)T** tienen un alto r y alto K y las especies **DT** y **DR** tiene un bajo r y alto K. Esta generalización solo nos sirve para poder estudiar mejor las estrategias de las especies en comparación a cada uno de los otros grupos y tener en cuenta en vez de número de individuos la regeneración de la biomasa y la ocupación del espacio y pensar otros modelos de sucesión como el de Lotka - Volterra (Huston & Smith 1987)

Agradecimientos

Agradezco a David Rivera y Vilma Jaimes toda su colaboración durante el trabajo de campo. Al I.C.N. por la determinación del material botánico.
A Gabriel Guillot, David Rivera y Silvio Zuluaga por las sugerencias y comentarios sobre el trabajo.

Literatura Citada

BERNAL, C.A & I.G. FIGUEROA. 1980. Estudio ecológico comparativo de la entomofauna en un bosque altoandino y un páramo localizado en la región de Monserrate. Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. Tesis de grado.

BROWN, V.K. 1992. Plant succession and life history strategy. TREE. 7(5): 143-144.

CLEEF, A. 1981. *The vegetation of the paramos of the Colombia Cordillera Oriental.* Dissertationes Botanicae. Vol. 61. Vaduz. 320 p.

CLEMENTS, F.R. 1916. *Plant Succession.* Carnegie Inst. Wash. Publ. 242. Washington D.C. 512 p.

CONNELL. J.H. & R.O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Amer. Nat. 111: 1119-1144.

DRURY, W.H. & I.C.T. NISBET. 1973. Succession. Journal of the Arnold Arboretum. 54(3): 331-368.

FLÓREZ, A. 1989. Inestabilidad de las altas montañas colombiana. Cuadernos de Geografía. Universidad Nacional de Colombia. ICFES. Bogotá. pp. 31-36.

GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club. 53: 7-26.

GLEEN-LEWIN, D.C. 1980. The individualistic nature of plant development. Vegetatio 43: 141-146.

Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* John Wiley & Sons. 222 p.

HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants.* London. Academic Press.

HUSTON, M & T, SMITH. 1987. Plant succession: life history and competition. American Naturalist 130, 168-198.

HUMPREY, L.D. 1984. Patterns and mechanims of plant succession after fire on *Artemisia*-grass sites in Southeastern Idaho. Vegetatio 57: 91-101.

JAIMES, V & D. RIVERA. 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca. Colombia). Perez-Arbelaezia. 3(9): 3-35.

LÆGAARD, S. 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. Págs. 151-170. En: H. Balslev & J.L. Luteyn (eds). *Paramo. An andean ecosystem under human influence.* Academic Press.

LAUER, W. 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes Tropicales. En: M.L. Salgado-Labouriau (de.) *El Medio Ambiente Páramo.* Actas del Seminario de Mérida. Venezuela. pp 29-45.

MACMAHON, J.A. 1980. Ecosystem over time: Succession and other types of change pp 27-58. En R. Waring (ed.), *Forest: Fresh perspectives from ecosystem analyses.* Oregon State University Press, Corvallis. Oregon.

MALAGÓN, C.D. 1982. *Evolución de los suelos en el páramo andino.* CIDIAT. Mérida. Venezuela. 222 p.

MATTEUCCHI, S.D. & A. COLMA. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación.* Monografías OEA. Washington.

MORA-OSEJO, L.E & H. STURM. (eds). 1994. *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino de la Cordillera Oriental de Colombia.* Tomo I—II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No. 6.

MOORE, A.D. & I.R. NOBLE. 1990. An individualistic model of vegetation stand dynamics. Journal of Environmental Management. 31: 61-81.

MORGAN, P & L.F. NEUENSCHWANDER. 1985. Modeling shrub succession following clearcuting and broadcast burning.. U.S Dept. of Agric. Forest Service. General Technical Report INT-186.

NAVEH, Z. 1975. The evolutionary significanse of fire in the Mediterranean region. Vegetatio, 20: 199-208.

NOBLE I.R. & R.O. SLATYER. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio 43: 5 -21.

PEET, R.K. & N. L. CRHISTENSEN. 1980. Succession: a population process. Vegetatio: 43: 131-140.

PICKETT, S.T.A., S.L COLLINS & J.J ARMESTO. 1987. Models, mechanims and pathway of succession. The Bot. Rew. 53 (3): 335-371.

RANGEL, J.O. 1989. Páramos de Colombia. Su manejo y conservación. En: A. Blanco (ed.) *Colombia. Gestión Ambiental para el desarrollo.* Inderena - Sociedad Colombiana de Ecología.

SCHNETTER, R., G. LOZANO & M.L.SCHNETTER. 1976. Estudios ecológicos en el páramo de cruz verde. I. Ubicación geográfica, factores climáticos y edáficos. Caldasia. 11(54): 25 -52.

STURM, H. 1978. Zur Ocologie der Andinen Paramoregion. Biogeographica 14: 1 - 121. The Hague, Boston. London. W. Junk.

STURM, H. & J.O. RANGEL. 1985. *Ecología de los páramos andinos.* Una visión preliminar integrada. I.C.N. Universidad Nacional de Colombia.

SIERRA, A & L.E. MORA-OSEJO. 1994. Estudio morfológico del sistema radical de plantas del páramo y del bosque alto andino. En: Mora-Osejo & Sturm (eds). *Estudios ecológicos del páramo y del bosque andino. Cordillera Oriental de Colombia.* Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Fisicas y Naturales. Bogotá.

SIMPSON, L., M.A LECK & V.T. PARKER. 1989. Seed bank: General concepts and methodological concepts. In: *Ecology of soil seed bank.* Leck et al (eds). Academic Press. New York.

TILMAN, D. 1985. The resourse-ratio hypothesis of plant succession. Am. Nat. 125(6): 827-852.

VARGAS-RÍOS, J.O & S. ZULUAGA. 1980. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

VARGAS-RÍOS, J.O & S. ZULUAGA. 1985. La vegetación del páramo de Monserrate. En: Sturm & Rangel. *Ecología de los páramos andinos.* I.C.N. Universidad Nacional de Colombia.

VARGAS-RÍOS, J.O. 1986. Estudios ecológicos en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drymis granadensis*, en la región de Monserrate. PEREZ-ARBELAEZIA 1(3): 337-356.

VARGAS-RÍOS, J.O. 1996 Sucesión-regeneración del páramo después de quemas. Dpto de Biología. Universidad Nacional. En preparación

VERWEIJ, P.A. & K. KOK. 1995. Effects of fire and grazing on plant populations. En: Verweij P.A. *Spatial and temporal modelling of vegetation patterns.* I.T.C. Holanda.

WALKER, L.R. & F.S. CHAPIN III. 1987. Interaction among process controlling successional change. Oikos. 50(1): 131-135.